植物分类学报 27 (2): 96—104 (1989)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国特有裸子植物的解剖，II. 秃杉

胡玉熹　　　　马瑞君
（中国科学院植物研究所，北京）（西北师范学院生物系，兰州）

摘要 台湾杉属 *Taiwania* 包括秃杉 *T. flousiana* Gaussen 和台湾杉 *T. cryptomerioides* Hayata 两种。秃杉现已列为我国一级国家重点保护植物。本文作者在光学显微镜和扫描电镜下，系统观察了秃杉营养苗端，叶角质层内、外表面及叶子内部结构，幼茎，茎的次生韧皮部和次生木质部的结构等。通过对秃杉各营养器官形态结构的观察，并结合有关文献资料，同杉科其它各属作了比较分析，我们不赞同将台湾杉属提升为一个单型科——台湾杉科的主张，而支持 Hayata (1906; 1907) 早期提出的关于台湾杉属应作为杉科中的一个属，其系统位置可介于密叶杉属与杉木属之间的观点。

关键词 台湾杉属；秃杉；解剖学；系统位置

秃杉 *Taiwania flousiana* 隶属杉科台湾杉属，分布于我国云南、贵州和湖北等省，以及缅甸北部地区，为第三纪孑遗植物[4]，现已列为我国一级国家重点保护植物[5]. 该属的另一个种——台湾杉 *T. cryptomerioides* Hayata 仅分布于我国台湾省。以往对台湾杉属的研究中，多以台湾杉为材料，已见营养器官解剖的报道，有苗端[17]、叶片[6]、根[27]和木材[2,23,36,37,41]等。本文就秃杉的苗端、叶及其角质层、幼茎、茎的次生韧皮部及次生木质部等结构作了较系统的观察，并结合杉科其它各属植物的有关文献资料进行比较分析，试图为阐明台湾杉属在杉科中的系统位置，提供解剖学的依据。

材料与方法

本文所用的秃杉幼苗及成年植株营养体各部位的材料，为 1979 年采自湖北省利川县茅坝。材料经 F. A. A. 固定。用常规石蜡制片法制如下切片：苗端纵切面，初生叶、幼叶及成熟叶片的横切面与纵切面。切片厚度 8—10μm。番红-固绿，铁矾-苏木精-番红染色。幼茎与树皮用碳蜡包埋；木材经水煮软化后，一并用滑走切片机切制厚为 15—20 μm 的三种切面，番红-固绿染色。次生韧皮部的半薄切片，用酒精脱水，GMA 包埋，切片厚为 1—1.5μm，PAS-考马斯兰染色。硝酸-铬酸溶液离析叶片角质层及其它各类组织细胞。扫描电镜观察样品的制备，系经酒精脱水，临界点干燥及表面真空喷镀金膜，最后在扫描电镜下观察并照相。

观察结果

(一) 苗端结构

4 月中旬，为秃杉营养芽伸长时期，其苗端呈圆锥状，平均高度 117.5μm，直径为 173.0

本文经王伏雄教授审阅；封淑燕同志协助技术工作，特此一并致谢。

μm。到了9月份，属营养叶形成期，这时的苗端成半圆丘形，平均高为66.3μm，直径为167.5μm（图版1:1）。从苗端正中纵切面看，可按细胞组织学特征分为五个区域，即顶端原始细胞区、原表皮、亚顶端母细胞区、周边分生组织区和髓母细胞区。

顶端原始细胞区位于苗端顶部中央，由少数几个原始细胞组成。此等细胞的体积较大，细胞核大而明显，细胞质染色较浅。这些原始细胞具有垂周和平周分裂的现象，两者的分裂频率大体相等。原表皮位于顶端原始细胞区的两侧，仅由表层的单层细胞组成，其细胞体积较顶端原始细胞小，壁稍厚，细胞排列整齐。亚顶端母细胞区位于顶端原始细胞的正下方，它们系由顶端原始细胞经平周分裂后形成；细胞多为等径，细胞分裂面不规则，液泡化程度较高，染色较浅，在细胞角隅处的壁稍加厚。周边分生组织区在原表皮的下面，为2—4层细胞，此等细胞染色较深，主要进行频繁的垂周分裂，间或有平周及斜向分裂。髓母细胞区位于亚顶端母细胞区的下方，细胞排列成较整齐的径向行列；细胞体积较大，径向伸长，液泡化程度很大，染色极浅（图版1:1）。

（二）叶的形态与结构

秃杉一年生幼苗上的初生叶为带形，长约1—5cm。气孔下面生，中脉两侧各有一条由4列气孔组成的气孔带；气孔单环型，副卫细胞4—7个。角质层较薄，叶肉分化较明显，维管束一条，位于叶片中央，转输组织柏木型，转输管胞的体积较大，数量较多，树脂道缺如（图版1:2）。

着生在成年植株萌发枝上的叶片，随着叶片的生长，其叶形由背腹扁平逐渐发展成两侧扁平，其间有一系列过渡类型。老枝上有排列紧密的鳞状钻形叶，叶先端尖或钝，中部横切面四棱形，其背腹与两侧的直径相近。

由叶原基发育到长约2mm的幼叶，为背腹扁平，横切面上呈三角形或月牙形（图版1:4），属叶型II[34]。覆盖在表皮层外的角质层较厚，其间嵌有大量直径为0.3—3.0μm的方形晶体（图版1:3）。气孔两面生。皮下层纤维间断排列，叶肉细胞分化不明显，维管束鞘细胞排列不规则，转输组织柏木型，树脂道一个，位于维管束的远轴面，内生（图版1:4）。长5mm以上的成熟叶片为两侧扁平的四棱钻形，先端尖锐，叶中部横切面呈四棱形，背腹向的直径大于两侧，属叶型I[34]。成熟叶的内部结构与幼叶基本相同（图版1:5）。气孔四边均有，内陷，完全双环型和偶见三环型，副卫细胞4—7个（图版1:6）。角质层也嵌有结晶，但比幼叶明显减少。在大多数杉科植物中，叶片角质层里含有结晶的现象较为普遍[22]，此外，在柏科、三尖杉科以及某些旱生的被子植物中也有发现[18]。在扫描电镜下，角质层外表面具不规则的条状纹饰；在气孔开口处常有大量蜡质覆盖（图版1:7）。角质层内表面具小颗粒状的角质突起，无凹陷；胞间凸缘较粗糙，无间断。

在萌发枝上，叶形由背腹扁平逐渐转变为两侧扁平，其间叶内各种组织均以叶脉维管束与树脂道为轴心，旋转九十度。此一变化过程与李正理（1952）报道的 *Dacrydium taxoides* Brongn. & Gris. 叶片的发育过程极为相似[35]。

（三）幼茎的结构：

秃杉一年生幼枝的横切面上，由表及里包括：表皮、皮层、初生韧皮部、次生韧皮部、形成层、次生木质部、初生木质部、环髓鞘和髓部。

幼茎横切面的周边内折，形成4—5个大小不等的“叶突”。表皮细胞多为方形，外壁

覆盖一层厚为5.5—6.8μm的角质层。皮下层为厚壁组织细胞,单层,间断排列,细胞壁明显增厚,胞腔窄小。皮层由数层薄壁组织细胞组成,具胞间隙,细胞中含有叶绿体;在各"叶突"的皮层中,分别含有一个轴向树脂道,切向直径为116.8—204.4μm。初生韧皮部中不含纤维。由形成层最初分化的次生韧皮部与次生木质部,两者径向的细胞层数大致相等,约8—10层。次生韧皮部中具3—5层切向排列的韧皮纤维带。髓射线较多,单列,可由髓部直达皮层。在髓部与初生木质部之间,由一些细胞体积大小不等、细胞壁较厚的薄壁组织细胞构成的环髓带。髓部除具有薄壁组织细胞和含树脂、单宁等物质的异细胞外,还有单个或成团分布的短石细胞,细胞壁具明显的层状加厚,胞腔极小,细胞的长轴直径为73.0—175.2μm。

(四)次生韧皮部的结构:

秃杉茎的次生韧皮部由轴向系统的筛胞、韧皮薄壁组织细胞、蛋白质细胞和韧皮纤维组成;径向系统为韧皮射线所构成。在横切面上,筛胞、韧皮薄壁组织细胞(包括蛋白质细胞)和韧皮纤维,以单层切向带规则的交替排列,其排列顺序为:筛胞-韧皮薄壁组织细胞-筛胞-韧皮纤维-筛胞(图版2:2)。

1. 筛胞 在横切面上,筛胞呈长方形或方形,径向直径为10.95—32.85μm,切向直径为25.50—43.85μm。筛胞径向壁上均匀分布有圆形或椭圆形筛域,单列,直径为8.50—15.30μm。在筛域之间的细胞壁上,嵌有许多大小和形状不等的草酸钙结晶,晶体长轴直径1—9μm,多数1—3μm(图版2:1)。值得指出的是,随着筛胞功能的丧失,结晶也随之消失。关于结晶缺失的原因尚待进一步研究。筛胞长0.88—2.28mm,平均长为1.40±0.37mm。

2. 韧皮薄壁组织细胞 位于形成层带附近的此类细胞,在横切面上呈扁长方形,径向直径为5.40—14.80μm,切向直径几与筛胞等同。远离形成层带的韧皮薄壁组织细胞稍有膨大,横切面上呈圆形或椭圆形,直径为21.90—43.80μm(图版2:2)。在径切面上,此等细胞呈长矩形,轴向长度为65.70—160.60μm;通常由12—20个细胞纵向连成细胞束(图版2:3)。

3. 蛋白质细胞 通常单个散布在韧皮薄壁组织细胞束中,其径向壁有纹孔与筛胞相联系。在无功能的韧皮部中,蛋白质细胞与筛胞同时被挤缩。

4. 韧皮纤维 可分为厚壁的与薄壁的两种纤维类型。前者在横切面上呈方形或径向伸长的长方形,径向直径为18.25—36.50μm,切向直径14.60—36.50μm;长度为1.90—4.00mm,平均2.67±0.41mm。此等纤维的细胞壁显著增厚,胞腔极小,用盐酸和间苯三酚溶液测试,其细胞壁的木质化程度极高。后者的薄壁韧皮纤维在横切面上成扁长方形,径向直径8.76—14.60μm,切向直径18.25—36.50μm;细胞壁较薄,木质化程度较低。纤维长度稍短于厚壁的纤维,长度范围为1.40—3.30mm,平均为2.52±0.40mm。在两层厚壁的韧皮纤维切向带之间,通常有2(—4)条薄壁的韧皮纤维带(图版2:2)。

秃杉次生韧皮部中所具有的两类韧皮纤维,同样在杉科的其余各属,以及柏科的某些属中也有发现[14,40]。张英伯(1954)在描述北美某些杉科和柏科植物的树皮结构时,称上述厚壁的韧皮纤维为"成熟纤维",薄壁的韧皮纤维为"发育不完全纤维"或"不成熟纤维"[18]。

5. 韧皮射线　同型，多数单列，偶见双列；高 1—48 个细胞，多数为 2—13 个细胞。射线薄壁组织细胞在径切面上呈长方形，水平长度为 30.60—61.20μm，高 17.00—27.20μm。每平方毫米含韧皮射线 26—31 条。

在松杉类植物的次生韧皮部中，草酸钙结晶的分布较普遍，但晶体的形状、大小以及分布的部位等在各分类群中差别较大。例如在杉科各属植物中，大量草酸钙结晶嵌埋在筛胞的径向壁上[15,19,21,32,43]；在松科各属的韧皮薄壁组织细胞中，贮藏有长方形、方形或棱柱状的结晶[15,21,31]；柏科与罗汉松科的某些属中，草酸钙结晶嵌埋在次生韧皮部各类细胞的径向壁上[13,14,15,21]；在三尖杉科中，结晶只出现在某些韧皮薄壁组织细胞的切向壁上[9,19]；红豆杉科（澳洲红豆杉属 *Austrotaxus* 除外）的韧皮纤维壁上嵌有大量的草酸钙结晶[7,8,15,21]。由上可见，在次生韧皮部中草酸钙结晶的形状、大小以及分布状况，似可作为区分松杉类各科植物的重要鉴别特征之一。

（五）木材结构

木材生长轮明显，同一生长轮中早材管胞至晚材管胞渐变。树脂道缺如（图版 2:4）。

1. 管胞　在横切面上，早材管胞多呈近方形，径向与切向直径为 21.90—43.80μm，壁厚约 5μm；晚材管胞呈扁长方形，径向直径为 14.60—25.50μm，切向直径与早材管胞相近。早材管胞径向壁上的具缘纹孔单列，偶具双列，成对列纹孔式。纹孔内口圆形或椭圆形，具眉条；管胞腔内壁偶见径列条。晚材管胞径向壁上具缘纹孔较少，纹孔内口透镜形，无眉条。早、晚材管胞切向壁上均具少数具缘纹孔。早材管胞长 1.14—2.90mm，平均为 1.98±0.40mm；晚材管胞长 0.80—2.90mm，平均为 1.86±0.53mm。这与台湾杉的木材管胞长度（1.193—2.698mm，平均为 1.925mm）十分接近[28]。

2. 木薄壁组织细胞　数量较多，在横切面上，排列成不连续的短切向带，或单个星散分布在早、晚材中（图版 2:4）。细胞端壁平滑，厚约 2μm，无节状加厚。细胞内富含深色树脂类物质，Shimakura（1937）在台湾杉木材结构的描述中，称此类细胞为“树脂细胞”[41]。

3. 木射线　同型，单列，偶见双列，高 1—17 个细胞（17—289μm），每毫米 4—9 条，平均为 6.2 条。在径切面上，细胞呈长矩形，长度平均为 142.50μm，高为 15.30μm；水平壁与端壁平滑，纹孔未见，厚约 2μm。细胞四隅凹痕明显，细胞内一般不含树脂类物质。交叉场纹孔柏木型（图版 2:5），与台湾杉相同，这是杉科中较特殊的结构[2]，1—4 个，通常 2—3 个，排成 1—2 横列。

秃杉的木材结构与台湾杉极为相似，两者的差别仅在于：(1)在横切面上，秃杉的早材管胞多呈方形；台湾杉为长方形或六边形[2]。(2) 早材管胞径向壁上的具缘纹孔，秃杉为单列，偶见两列；台湾杉为 1—2 列，极少数为 3 列[23]，或 1—4 列[41]。(3) 木射线，秃杉每毫米 4—9 条；台湾杉 3—6 条[23]。(4) 柏木型的交叉场纹孔，秃杉为 1—4 个；台湾杉 1—4 个[2]，偶见 7 个[23]，早材木射线边缘为 5—8 个，中间 2—5 个，晚材 1—2 个[41]。

讨　论

早在 1906 年，日本植物分类学家 Hayata，依据特产我国台湾省的台湾杉，对其外部

形态,特别是雌球果特征的研究,建立了一个新属——台湾杉属 *Taiwania* Hayata[24]。25年后,该作者(1932)又提出应将杉科分为五个科,其中包括单型科的台湾杉科 Taiwaniaceae[26]。Satake (1934) 从杉科球果鳞片中维管束的研究,也赞同建立台湾杉科的主张[39]。不过,到目前为止,多数学者仍支持 Pilger (1926) 对杉科的分类系统,即杉科独立为一个科,下设各属,其中台湾杉属为杉科中的一个成员[38]。

关于台湾杉属在杉科中的系统位置,Hayata (1906) 曾指出:从球果的结构看,台湾杉属最接近于杉木属[24],可放在密叶杉属 *Arthrotaxis* 与杉木属之间[25]。塔赫他间(1956)依据球果、叶片和花粉的形态构造,把杉科分为三个族,其中杉木族 Cunninghamieae 包括台湾杉属、密叶杉属、杉木属和柳杉属。他认为台湾杉属在习性上相似于柳杉属,若按其球果构造则接近于杉木属,尤其更近似于杉木属中的台湾杉木 *Cunninghamia konishii* Hayata[11]。Ueno (1951) 比较观察了杉科各属花粉形态特征,认为台湾杉属的花粉不具乳头状突起,故类似于杉木属[42]。Hida (1962) 根据其本人多年来的研究结果,系统比较了杉科各属的特征,最终提出了可将杉科分为四个组群(即相当于四个亚科)的新分类系统,即金松亚科 Sciadopityoideae,杉木亚科 Cunninghamioideae,落羽杉亚科 Taxodioideae 和柳杉亚科 Cryptomerioideae。其中杉木亚科包括杉木属、台湾杉属和密叶杉属[29]。值得提出的是,Eckenwalder (1976) 对杉科 10 个属及柏科的柏木属 *Cupressus* 和 *Callitris*,近 50 个形态结构特征作了详细的比较分析,最后所得结论也与上述大体相似,即将杉木族分为两个亚族,其中亚族 I 包括台湾杉属和杉木属;亚族 II 仅密叶杉属[20]。

近年来,王伏雄等(1980)对秃杉雌雄配子体和胚胎发育的研究揭示,台湾杉属最接近杉木属和水松属,同时与柳杉属、落羽杉属和水杉属也有类似之处[1]。李林初(1986)根据秃杉细胞学的研究,所得结论与上述基本相近,即秃杉核型类型与台湾杉同为"2B",台湾杉属与"1B"的杉木属亲缘关系最接近,其次是水杉属、水松属和柳杉属[3]。

笔者依据秃杉各营养器官形态结构的进一步研究,可以看出:秃杉营养苗端按细胞组织学特征可明显的分为五个区域,此等特征与杉科各属(金松属除外)基本相同[10,16,17,33]。秃杉和台湾杉苗端的形状与大小与杉木属相近;顶端原始细胞既具平周分裂,又有垂周分裂,两者分裂频率几相等,这与杉木属和密叶杉属也较一致[16,17]。

秃杉叶子在个体发育中,幼叶(约 2mm 长)为背腹扁平的线形叶,属叶型 II,其内部结构特征与杉木属的德昌杉木 (*Cunninghamia unicanaliculata* D. Y. Wang et H. L. Liu) 叶子极为相近[6]。当叶子长到 5mm 以上的成熟叶片时,为两侧扁平的四棱钻形,属叶型 I,其内部结构中除皮下层纤维为单层间断排列以外,其余特征均与柳杉属相近[6]。据 Alvin 和 Boulter (1974) 对杉科 10 种叶片角质层内表面特征的扫描电镜观察,除水杉叶角质层内表面明显平滑以外,其余各种可依据角质雕纹形态的不同分为两个主要类群,一类在角质层内表面的基质上有许多形状和大小不同的角质突起,如台湾杉、杉木、柳杉、金松、北美红杉和巨杉;一类在角质层的基质上,还有一些凹陷分布其间,水松、密叶杉和墨西哥落羽杉属于这一类[12]。在扫描电镜下,秃杉角质层内表面的特征可归为前一类群。秃杉叶子转输组织的类型为柏木型,与杉木属、柳杉属、巨杉属及金松属相同,但不同于红豆杉型的水杉属、红杉属、水松属和落羽杉属[30]。

秃杉幼茎的构造与杉科大多数属相近[32,43]，其中皮下层的厚壁组织细胞单层，不连续排列，以及不具初生韧皮纤维等特点，则更接近于杉木属[43]。此外，秃杉与台湾杉一样，在幼茎的髓部具分散或成团分布的短石细胞，此等特征已在不少现存和化石松杉类植物中报道过，Shimakura (1937) 认为台湾杉属髓部的结构更类似于 *Geinitzia* 和 *Paracupressinoxylon cryptomeriopsoides* 等化石植物[41]。

关于秃杉茎次生韧皮部的结构特征，基本符合 Den Outer (1967) 的日本花柏型 (Chamaecyparis pisifera type)，但属于这一类型的除杉科各属以外，还有柏科以及部分红豆杉科和罗汉松科等[19]。因此，对杉科各属茎次生韧皮部结构的差异比较，尚待进一步研究。

在木材结构中，秃杉的木薄壁组织细胞丰富，端壁平滑，单纹孔缺如，此等特征与台湾杉、密叶杉属及红杉属相同。Peirce (1936) 将上述三个属统归为一个组群；而把木薄壁组织细胞端壁节状加厚明显，具单纹孔的柳杉属、水松属和落羽杉属归为另一组群；杉木属的单纹孔稀少，则介于这两个组群之间。另外，台湾杉属、柳杉属和杉木属的木射线细胞四隅具明显凹痕[36]。Hida (1953) 依据管胞的长度，管胞径向壁上具缘纹孔的列数及其排列方式等，将杉科各属分作三个组群，台湾杉属、杉木属和金松属归为一个组群[28]。匈牙利的木材解剖学家 Greguss (1955) 认为：台湾杉属与密叶杉属、柳杉属以及红杉属在木材结构上比较相似，因而在讨论杉科的系统发育时，应将上述四个属列为同一条演化路线[23]。

综上所述，台湾杉属与杉木属、密叶杉属、柳杉属具有许多共同特征，它们之间的亲缘关系较密切。通过本文的研究、对比和分析，我们不能赞同将台湾杉属提升为一个单型科——台湾杉科[26,39]的主张，而支持 Hayata (1906; 1907) 最早提出的观点：台湾杉属应作为杉科中的一个属，其系统位置可介于密叶杉属与杉木属之间[24,25]。

参 考 文 献

[1] 王伏雄、李宪章、陈祖铿，1980：秃杉的胚胎发育及其与杉科各属的比较，植物分类学报，**18**(2)：129—137。

[2] 成俊卿，1958：中国裸子植物材的解剖性质与用途，中国林业出版社。

[3] 李林初，1986：秃杉的细胞学研究，植物分类学报，**24**(5)：376—381。

[4] 郑万钧、傅立国、诚静容，1975：中国裸子植物，植物分类学报，**13**(4)：56—90。

[5] 国家环境保护局、中国科学院植物所，1987：中国珍稀濒危保护植物名录，科学出版社。

[6] 姚璧君、胡玉熹，1982：松柏类植物叶子的比较解剖观察，植物分类学报，**20**(3)：275—294。

[7] 胡玉熹，1983：中国特有裸子植物的解剖，I，穗花杉 (Amentotaxus argotaenia (Hance) Pilger)，植物学集刊，**1**：127—134。

[8] 胡玉熹、管领强、汤仲埙，1985：香榧茎的次生韧皮部结构及其含晶韧皮纤维的发育，植物学报，**27**(6)：569—575。

[9] 胡玉熹、邵 伟，1986：三尖杉属植物茎次生韧皮部的比较解剖，植物分类学报，**24**(6)：423—427。

[10] 喻诚鸿、陈泽濂，1965：水松苗端的结构，植物学报，**13**(1)：39—42。

[11] 塔赫他间著，中国科学院植物研究所译，1963：高等植物，科学出版社。

[12] Alvin, K. L., 1974: A controlled method of comparative study for Taxodiaceous leaf cuticles. *Bot. J. Linn. Soc.* **69**: 277—286.

[13] Bamber, R. K., 1959: The anatomy of the bark of five species of Callitris Vent. Proc. Linn. Soc. N. S. W. **84**: 375—381.

[14] Chan, L. L., 1985: The anatomy of the bark of Libocedrus in New Zealand. *IAWA Bull.* 6(1): 23—34.

[15] Chang, Y. P., 1954: Bark structure of North American conifers. U. S. Department of Agriculture, No. 1095.

[16] Cross, G. L., 1942: Structure of the apical meristem and development of the foliage leaves of Cunninghamia

lanceolata. *Amer. J. Bot.* 29: 288—301.

[17] Cross, G. L. 1943: The shoot apices of Athrotaxis and Taiwania. *Bull. Torrey Bot. Club.* 70(4): 335—348.

[18] Cutler, D. F., Alvin, K. L. & Price, C. E., 1982: The plant cuticle. Academic Press, INC. New York.

[19] Den Outer, R. W., 1967: Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms. Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen.

[20] Eckenwalder, J. E., 1976: Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: A proposed merger. *Madrono*, **23**(5): 237—256.

[21] Esau, K., 1969: The phloem, Handbuch der Pflanzenanatomie, Band **5**, Teil 2.

[22] Florin, R., 1958: On jurassic taxads and conifers from northwestern Europe and eastern Greenland. *Acad. Hort. Berg.*, **17**: 259—388.

[23] Greguss, P., 1955: Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy. Akademiai Kiado, Badapest.

[24] Hayata, B., 1906: On Taiwania, a new genus of coniferae from the island of Formosa. *J. Linn. Soc. Bot.* **37**: 330—1.

[25] ————, 1907: On Taiwania and its affinity of other genera. *Bot. Mag. Tokyo,* **21**: 21—28.

[26] ————, 1932: The Taxodiaceae should be divided into several distinct families. *Bot. Mag. Tokyo,* **46**: 25—27.

[27] Hida, M., 1952: The affinity of Metasequoia to other conifers as shown by the number of protoxylem in roots. *Bot. Mag. Tokyo,* **65**(773—774): 280—287.

[28] ————, 1953: The affinity of Metasequoia to other conifers as shown by the form of the tracheid. *Bot. Mag. Tokyo,* **66**(783—784): 239—244.

[29] ————, 1962: The systematic position of Metasequoia. *Bot. Mag. Tokyo,* **75**: 316—323.

[30] Hu, Y. S. & B. J. Yao, 1981: Transfusion tissue in gymnosperm leaves. *Bot. J. Linn. Soc.* **83**: 263—272.

[31] Hu, Y. S. & F. H. Wang, 1984: Anatomacal studies of Cathaya (Pinaceae). *Amer. J. Bot.* **71**(5): 727—735.

[32] Isenbery, I. H., 1943: The anatomy of redwood bark Madrono, **2**(3): 85—91.

[33] Johnson, M. A., 1951: The shoot apex in Gymnosperms. *Phytomorphology,* **1**: 188—204.

[34] Laubenfels, D. J. de, 1953: The external morpgology of conifer leaves. *Phytomorphology.* **3**: 1—20.

[35] Lee, C. L., 1952: The anatomy and ontogeny of the leaf of Dacrydium taxoides. *Amer. J. Bot.* **39**(6): 393—398.

[36] Peirce, S. A., 1936: Anatomical interrelationships of the Taxodiaceae. *Tropical Woods* **46**: 1—15.

[37] Phillips, E. W. J., 1941: The identification of coniferous woods by their microscopic structure. *J. Linn. Soc. Bot.* **52**(343): 259—320.

[38] Pilger, R., 1926: Gymnosperms, in A. Engler und K. Prantl, Die Nat. Pflanzenfemilien. 2nd ed. **13**: 267—271. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

[39] Satake, Y., 1934: On the systematic importance of the vascular course in the cone scales of the Japanese Taxodiaceae (Preliminary report). *Bot. Mag. Tokyo,* **48**: 186—205.

[40] Shimakura, M., 1936: On the sclerenchyma of bast in conifers. *Bot. Mag. Tokyo,* **50**: 206—213.

[41] ————, 1937: Anatomy of the wood of Taiwania. *Bot. Mag Tokyo,* **51**: 694—700.

[42] Ueno, J., 1951: Morphology of pollen of Metasequoia, Sciadopitys and Taiwania. *J. Inst. Poly. Osaka City Univ.* **2**: 22—26.

[43] Лотова, Л. И., 1977: Анатомия молодых побегов и вторичной флоэмы таксодиевых. *Вестн. Моск. Ун-Та. Сер. Биол., почв.* **4**:21—29.

ANATOMY OF GYMNOSPERMS ENDEMIC TO CHINA, II. *TAIWANIA FLOUSIANA* GAUSSEN (TAXODIACEAE)

Hu Yu-shi

(*Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing*)

Ma Rui-jun

(*Department of Biology, North-Western Normal College, Lanzhou*)

Abstract *Taiwania* Hayata contains two species: *T. flousiana* Gaussen and *T. cryptomerioides* Hayata, both endemic to China.

T. flousiana was investigated with both light and scanning electron microscopes in respect to shoot apex, external and internal surfaces of leaf cuticle, primary leaf, juvenal and mature leaves, young stem, secondary phloem and wood of stem, etc.

It is shown that the shoot apex consists of the following five regions: (1) the apical initials; (2) the protoderm; (3) the subapical moher cells; (4) the peripheral meristem; and (5) the pith mother cells. The periclinal and anticlinal division of the apical initials takes place with approximately equal frequency.

The juvenal leaf is nearly triangular or crescent-shaped in cross section and belongs to the leaf type II. The mature leaf is quadrangular in cross section (the leaf type I). There are a progressive series of changes in size and shape of the leaf cross section. The stoma of the mature leaf is amphicyclic and occasionally tricyclic. The crystals in the juvenal leaf cuticle are more abundant than those in the mature leaf cuticle. The transfusion tissue conforms to the Cupressus type. The structure of juvenal leaf is the nearest to that in *Cunninghamia unicanaliculata* D. Y. Wang et H. L. Liu, while the mature leaf is similar to that of the *Cryptomeria.*

Sclerenchymatous cells of the hypodermis in the young stem comprise simple layers and are arranged discontinuously. No primary fibers are found in the primary phloem. Medullary sheath is present between the primary xylem and the pith. There are some sclereids in the pith.

The secondary phloem of the stem consists of regularly alternate tangential layers of cells in such a sequence: sieve cells, phloem parenchyma cells, sieve cells, phloem fibers, sieve cells. The phloem fiber may be divided into thick-walled and thin-walled phloem fiber. The crystals of calcium oxalate in the radial walls of sieve cells are abundant. Homogeneous phloem rays are uniseriate or partly biseriate, 1—48 (2—13) cells high, and of 26—31 strips per square mm.

Growth rings of the wood in *Taiwania* are distinct. The bordered pits on the radial walls of early wood tracheids are usually uniseriate, occasionally paired and opposite pitting. Wood parenchyma is present, and its cells contain brown resin substances. Their end walls are smooth, lacking nodular thickenings. Wood rays are homogeneous. Cross-field pits are cupressoid. Resin canals are absent.

Based on the anatomy of *Taiwania* and comparison with the other genera of Taxodiaceae, the authors consider the establishment of Taiwaniaceae not reasonable, but rather support the view that the genus is better placed between *Cuninghamia* and *Arthrotaxis* in Taxodiaceae.

Key words *Taiwania*; *Taiwania flousiana*; anatomy; systematic position

图 版 说 明

Ca——形成层，Cr——结晶，Cu——角质层，Ep——表皮，Fa——厚壁韧皮纤维，Fb——薄壁韧皮纤维，Hy——皮下层，Me——叶肉，Ms——髓鞘，Php——韧皮薄壁组织，Pi——髓，RD——树脂道，S——石细胞，SA——筛域，SC——筛胞，SPh——次生韧皮部，St——气孔，SW——表面蜡质，SX——次生木质部。

图版 1 1.苗端纵切面(9 月份)，×280；2.初生叶横切面 ×70；3.幼叶横切面的一部分，箭头示角质层内的结晶(相差显微照相)，×550；4.幼叶横切面，×70；5.成熟叶横切面，箭头示气孔，×70；6.成熟叶气孔表面观，×230；7.成熟叶气孔表面观的扫描电镜照片，×460；8.幼茎横切面的一部分，×80。

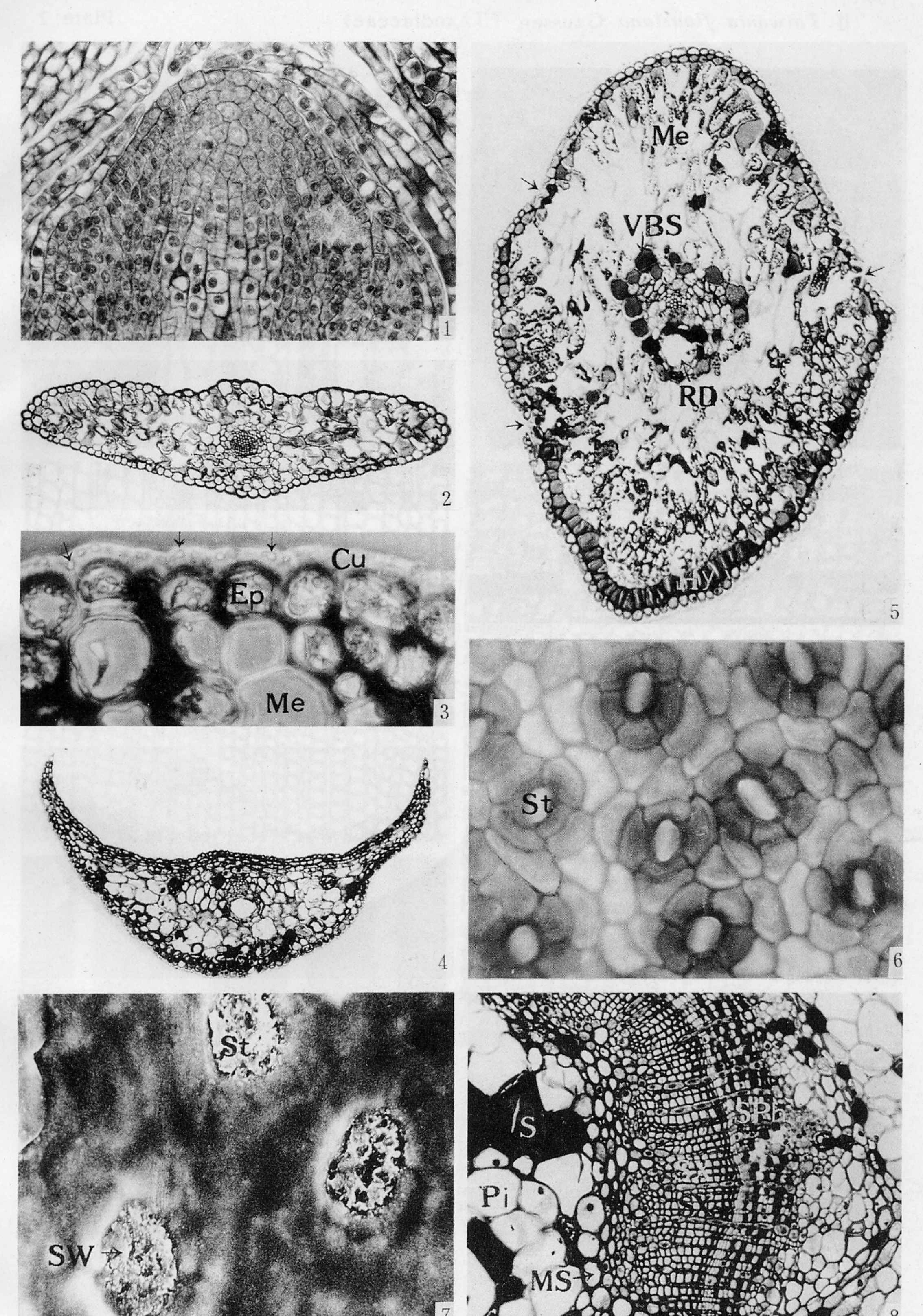
图版 2 1.次生韧皮部部分径切面的扫描电镜照片，箭头示筛胞壁上的草酸钙结晶，×950；2.次生韧皮部的横切面，×120；3.次生韧皮部的径切面，×320；4.木材横切面，箭头示木薄壁组织细胞，×96；5.木材部分径切面的扫描电镜照片，箭头示柏木型的交叉场纹孔，×550。

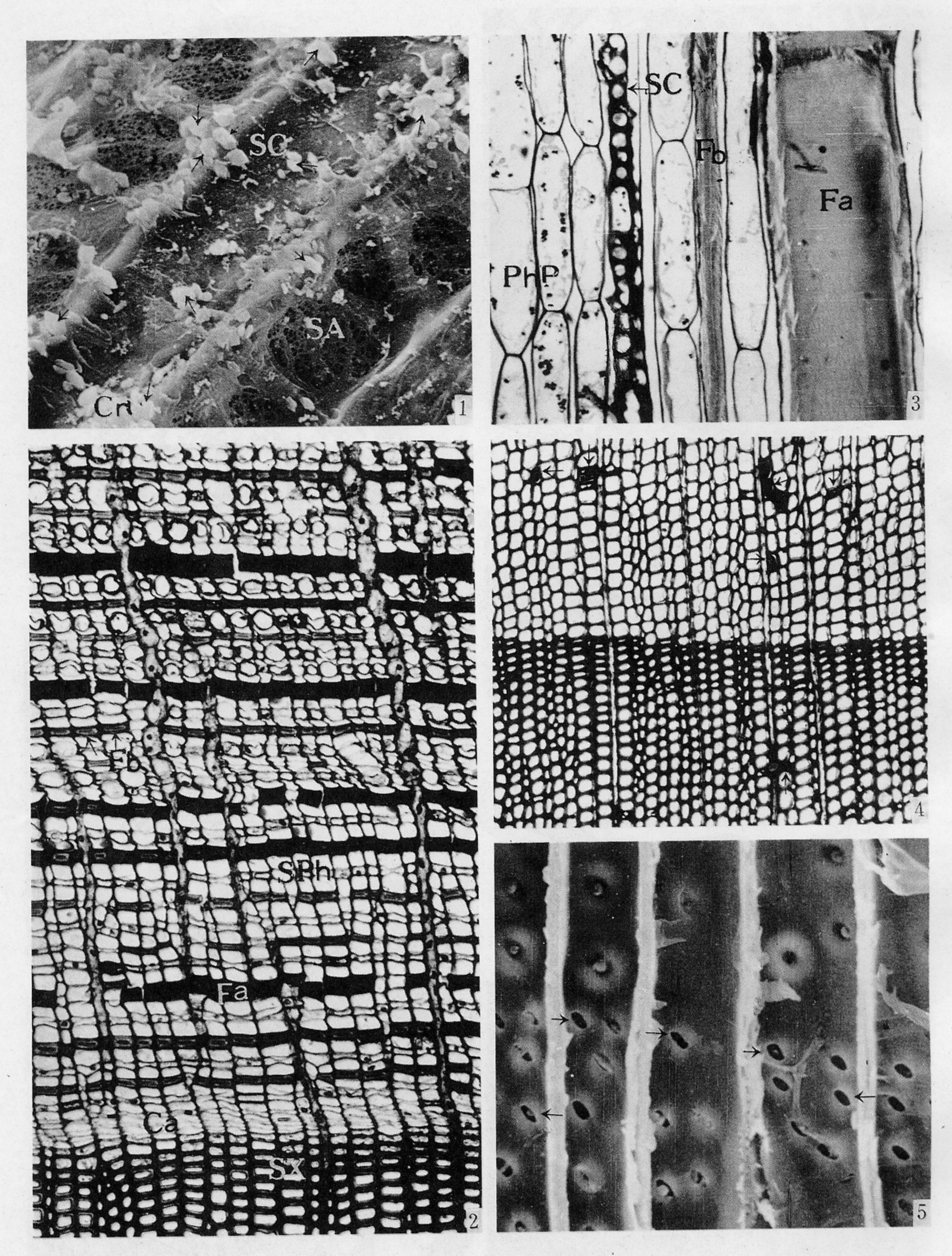
Explanation of Plates

Ca: Cambium, Cr: Crystal, Cu: Cuticle, Ep: Epidermis, Fa: Thick-walled phloem fiber, Fb: Thin-walled phloem fiber, Hy: Hypodermis, Me: Mesophyll, MS: medullary sheath, PhP: phloem parenchyma, Pi: pith, RD: Resin duct, S: Sclereid, SA: Sieve area, SC: Sieve cell, SPh: Secondary phloem, St: Stoma, SW: Surface wax, SX: Secondary xylem.

Plate 1 1. Longitudinal section of shoot apex (on september), ×280; 2. Cross section of primary leaf, ×70; 3. A portion of cross section of juvenal leaf. The arrows indicate crystals in the cuticle (phase microphotograph), ×550; 4. Cross section of juvenal leaf, ×70; 5. The cross section of mature leaf. The arrows indicate stomata, ×70; 6. Lower epidermis of mature leaf, showing the surface view of stomata, ×230; 7. SEM of the stoma on the lower surface of mature leaf, notice the surface wax occluding stomatal chambers, ×460; 8. A portion of cross section of young stem, ×80.

Plate 2 1. SEM of radial section of secondary phloem. The arrows indicate crystals on sieve cell walls, ×950; 2. Cross section of secondary phloem, ×120; 3. Radial section of secondary phloem, ×320; 4. Cross section of wood. The arrows indicate the wood parenchyma cells, ×96; 5. SEM of radial section of wood. The arrows indicate cross-field pits cupressoid, ×550.


1
2
Cu
Ep
Me
3
4
Me
VBS
RD
5
St
6
St
SW
7
S
SR
Pi
MS
8


SC
SA
Cr
1
SC
Fb
Fa
PhP
3
Fb
SPh
Fa
Ca
Sx
2
4
5